河北堇菜属植物的进一步研究

杨继王劲武

摘要 本文着重运用聚类分析的方法,对河北地区堇菜属植物进行研究,确定本属中组和亚组的划分界限,并通过对形态学特征和地理分布式样的分析,确认 蒙古 堇菜 (V. mongolica Franch.) 和北京堇菜 (V. pekinensis (Regel) W. Beck.) 实属同一个种,北京堇菜不应作为独立的种存在。通过将美丽堇菜组(Sect. Melanium Ging.) 与其它类群进行比较,发现差异很大,超出了组和组间的相似性范围,因而支持 Juzepczuk (1949) 将它提升为亚属的分类处理。

· 关键词 河北; 堇菜属; 分类

一、引 言

堇菜属 (Viola L.) 自林奈于 1753 年以香堇菜 (V. odorata L.) 为模式种建立以来,到目前为止,本属共记载约 500 种。对这样一个种类多、分布广、变异大的类群,分类上一直存在许多不同的看法,特别是在该属划分组和亚组的问题上,分歧很大;对有些类群的分类地位也存在争议。我们在对河北地区堇菜属植物进行初步研究的基础上[4,5],选用了部分数值分类学的方法,结合对各类群形态、地理特征的分析,对本地区堇菜属植物进行了进一步深人研究,以期搞清该属中种与种之间的联系,探索其种间亲缘关系,为本属各类群的合理划分提供依据。

二、材料和方法

根据河北地区现有种类和要研究的问题,选择 23 个 OTU'S (表 1) 作为分类运算的基本单位,同时选择 61 个性状 (见附录) 作为分类的依据,性状包括 23 个营养体性状和 38 个生殖器官性状,性状的观察和度量主要依据北京大学植物标本室所存标本,部分参考了中国科学院植物研究所、北京师范大学等单位的标本。在获得数据时,每一个 OTU 均度量 10 份标本,少数标本少的 OTU 还参考了有关地区植物志和原始文献的描述。

性状按二元性状、有序多态性状和连续性数量性状三种情形进行编码。然后在平均距离系数基础上,采用 UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic average) 法进行聚类运算,根据运算结果绘出树系图(图 1);再按照徐克学提出的结合线方法^[2],以 UPGMA 树系图为基础,绘出结合线图(图 2),根据跳跃值的大小,找出 L_1 、 L_2 、 L_3 、 L_4 作为划分属下等级的分界线,据此进行分析讨论。

本文工作过程中,得到汤彦承和徐克学两位先生的热情帮助和指导,作者深表谢忱。 1986.09.13 收稿。

表 1 分类单位名称表

Table 1 List of OTU's

序 号 No.	种 Species	序 号 No.		种 名 Species
1	三色堇 V. tricolor	13	北京堇菜	V. pekinensis
2	双花堇菜 V. biflora	14	东北堇菜	V. mandshurica
3	奇异堇菜 V. mirabilis	15	紫花地丁	V. yedoensis
4	鸡腿堇菜 V. acuminata	16	早开堇菜	V. prionantha
5	香堇菜 V. odorsts	. 17 X 3.	白果堇菜	V. phalacrocarpa
6	掌叶堇菜 V. dactyloides	18	河北堇菜	V. yezoensis
7	製叶堇菜 V. dissecta	1		vat. hopeiensis
8	南山堇菜 V. chaerophylloides	19	阴地堇菜	V. yezoensis
9	总裂叶堇菜 V. fissifolia	20	蒙古蔓菜	V. mongolica
10	球果堇菜 V. collina	21	西山堇菜	V. hancockii
11	斑叶堇菜 V. variegata	22	房山堇菜	V. hancockii
12	细距堇菜 V. tenuicornis			var. fangshanensis
		23	堇 菜	V. verecunda

三、结果和讨论

瑞士学者 Gingins 早在 1823 年就根据柱头形状和喙的有无,将堇菜属分为 5 个组,

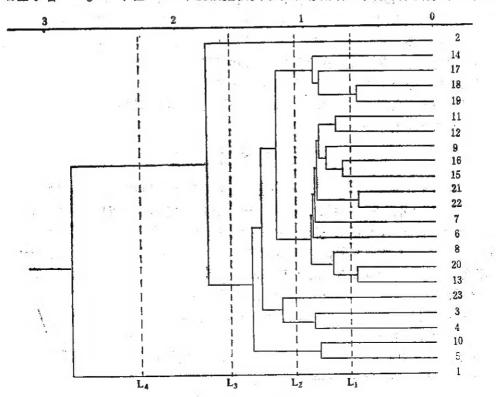


图 1 UPGMA 树系图 Fig. 1 UPGMA phenogram

与本文有关的是美丽堇菜组(Sect. Melanium Ging.)二裂 花柱组(Sect. Dischidium Ging.)和嘴形柱头组(Sect. Nominium Ging.)。此后,W. Becker(1916、1917、1923)、Juzepczuk(1949)、D. H. Valentine(1968)等又根据一定的特征进一步分出亚组,由于各人依据的特征不同,故分得的结果亦有差异。本文根据结合线图中跳跃值的位置,确定出组和亚组的分界线分别在 1.61(L₃)和 1.19(L₂)处,按此标准划分,本文所涉及的种隶属于 3 个组,即:OTU1和OTU2各属一组,其它种类同属于另一组。这一结果显然与传统的分类学处理相一致,即OTU1和OTU2分别代表美丽堇菜组和二裂花柱组,其它种类则同属于嘴形柱头组。从图 1还可以看到,嘴形柱头组可以进一步分成几个亚组,OTU5和OTU10结合属于一亚组、OTU3和OTU4属于另一亚组、OTU3则单独代表一个亚组。这样的结果前人也有报道,即:OTU5和OTU10结合代表垂果堇菜亚组(Subsect. Hypocarpea Godr.)、OTU3和OTU4结合代表鸟嘴柱头亚组(Subsect. Trigonocarpea Godr.)、OTU23代表了双喙柱头亚组(Subsect. Bilobatae W. Beck.)不同的是另外两个类群,按传统的划分方法,它们应归于同一亚组即合生托叶亚组(Subsect. Violidium C. Koch),典型特征是:无地上茎,托叶多少与叶柄合生,柱头有喙等。但

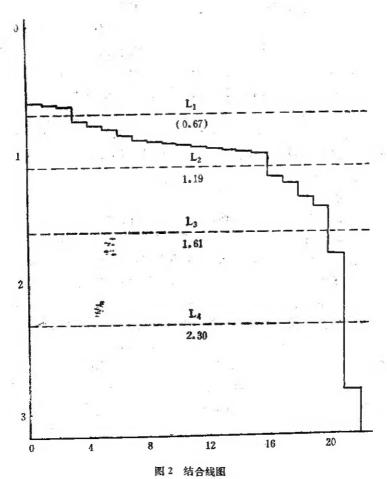


Fig. 2 Diagram of clustering line

The state of the s

图 1 显示出它们分成了不同的亚组,即 OTU17、14、18、19 组成一亚组,其它种类属于 另一亚组,这一结果前人没有报道,我们反复研究以后,也未能得出明确的结论。如果把 OTU 17、14、18、19 独立出去,另立新的亚组,那么以表型特征上唯一能与其它种相区 别的就是:这些种的植株表面均被较多的毛,在其它方面,包括孢粉学和细胞学特性上, 看不出有明显的差异。 所以这一现象到底是这些种与其它种之间区别和差异的真实 反映,还是由于在选取性状或计算过程中的误差所致,尚须进一步分析; 对于它们到底该合还是分,也有待做更深入的研究。

另外两个值得讨论的问题是:

1. 蒙古堇菜和北京堇菜的等级问题

蒙古堇菜是 M. A. Franchet 1866 年根据在我国承德地区大长沟山地采集的标本而命名的,显著特征是花为白色。 我们如比较一下蒙古堇菜和北京堇菜 [V. pekinensis (Regel) W.Beck.] 的原始描述可以看到: 它们的区别仅在于前者叶片微被毛,花白色;而后者花淡紫色,叶片光滑;在其它方面没有明显的差异。从树系图上也可以看出这一点,它们的结合系数 0.617,低于种结合系数的下界值 0.67。对此我们收集并检查了大量的标本,发现有毛与白色、无毛与淡紫色这两个特征并不是稳定相关的,它们之间常常出现交叉,即除了有叶片被毛、开白花或叶片光滑、开紫花的植株外,还有叶片被毛、开淡紫色花或叶片光滑、却开白花的植株,两性状间缺乏稳定而显著的相关性。另外,在实地考察中我们还发现,从分布情况看,白花与紫花植株的分布区之间没有明显的界限,在多数情况下两者是呈混杂分布,并且两种类型个体出现的频率也不一样,通常白花个体出现的频率较低,而紫花个体的数目相对较多。以上事实使我们对这两种类型能否都作为独立的种存在产生怀疑,我们认为在一个居群中少数个体花的颜色从淡紫色变到白色、植物体从无毛到微被毛,仅仅是一些孤立的变化,而且相关性不大,因而不能代表群体的发展趋势,也不宜作为分种的依据。

从两种不同花色个体的分布形式看,可以推测白花个体或有毛个体的产生与生态地理因素关系不大,因其分布区基本重叠,不存在明显的生态环境的差异,因而也不属于生态型变异。 变异个体的产生很可能是由于对表型具直接效应的基因差异所致。 Kay (1984)就曾指出: 同一居群的不同个体,如果分布区相同,那么它们在表型特征上的间断多起因于基因型的多态性。基因型的多态性决定了表型的多态性。在正常情况下,互交繁育的生物体在许多位点上都是不同等位基因的杂合体,它们在自交或杂合时都有可能产生变异和分离的后代。我们不妨假设控制堇菜花色性状的基因也处于这样一种杂合状态,在其自交或与异体的传粉繁育过程中,因隐性基因偶而发生重复配对而导致白花个体的产生,当然也不能排除是由于基因突变而导致白花个体出现的可能,当然,这还有待于研究证明。对这类现象实际很早就有人进行过专门研究,一个著名的例子是 Epling 和Dobzhansky (1942)关于北美西部 Mojave 沙漠中麻花草的研究。Kay (1984)也指出:在种下变异的水平,花色的变化是一种常见的现象,当变异体以较低的频率出现时,它们很可能是起因于基因重组或突变。

至于在所研究居群中,有毛个体的出现,原因可能和花色变异体相似。只是花色和被 毛与否这两个性状受两个独立的基因位点所控制,不形成连锁群,因而在表型上两种性状 的出现与否也不显示明显的相关性。在整个居群中,自花个体或有毛个体尽管数量很少,但它们所以能始终以较低的频率出现,我们认为原因有二: (1) 在植物自交或异交繁育过程中,基因突变和重组随时都可能发生,由此为变异体的出现打下基础。(2) 堇菜属大部分种类都具有通过闭花受精产生能育后代的能力,本文所研究的种类也不例外,这对于变异体在居群中保持相对稳定的数量有一定的作用。

综上所述,可以推测本文所研究种类的花色的变异及毛被的变化,是一种建立在遗传基础上的多态现象。然而对于这种种内的遗传多样性在多大程度上才能在分类学上给予正式确认,目前还不很明确。以往的分类学家对于任何一个能辨别出来的性状,至少都要给一个"变型"的等级,甚至还可能更高些,而其所依据的特征只不过是植物体对某种特定环境条件影响的反映。或是由一单个基因的影响所决定的,对一个群体来说是不稳定、不全面为,因而作为分类的依据也不可靠。基于这一点,我们认为将开白花类型与开紫花类

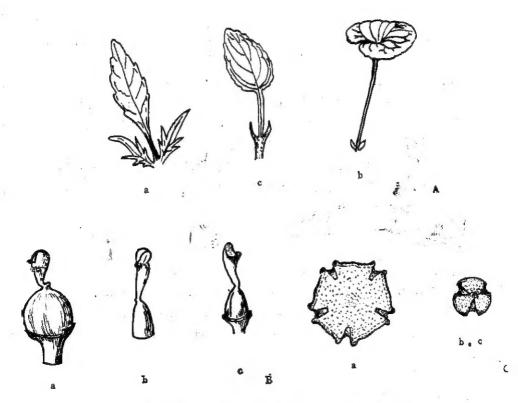


图 3 托叶、柱头和花粉形态示意图,表示 3 个组的区别 A: 示托叶; B: 示柱头形状; C: 示花粉形态。

a: 三色堇,代表美丽堇菜组; b: 双花堇菜,代表二裂花柱组; c: 早开堇菜,代表嘴形柱头组。 Fig. 3 Diagram of stipule, stigma and pollen showing the differences between 3 sections.

A: showing stipules; B: showing the shape of stigma; C: showing the morphology of pollen grain.

a: V. tricolor, (Sect. Melanium); b: V. biflora, (Sect. Dischidium); c: V. prionantha, (Sect. Nominium). 型作为两个并立的种存在不合适,应予归并。根据对原始文献的考证及命名法规,应统称为蒙古堇菜 (V. mongolica Franch.),至多再根据不同的花色将它们分成不同的变型。

2. 美丽堇菜组和其它类群的关系

从图1、2可以看到、我们根据跳跃值大小确定的组的分界线位置在1.61(L₃)处,因此 各相同等级的组就应在此水平上相互聚合,就象二裂花柱组和嘴形柱头组那样。但从图 1 可以看到,美丽堇菜组与其它二组的结合水平在2.83处,与组的分界线相距甚远,反映 出美丽堇菜组与其它组间的差异程度远超过了其它组与组之间的差异水平。本文未曾涉 及堇菜科中其它的属,故难以确定属间的差异水平究竟有多大,对美丽堇菜组与其它组间 的差异是否已达到属的水平,也不能轻易做出结论。从现有材料看,美丽堇菜组的植物确 实显著不同于其它类群的个体,以三色堇(V. tricolor L.) 为例,它没有根状茎,完全是 一年生的; 托叶大而明显, 草质; 花径达 40mm, 远大于其它组植物的花; 花冠杂色, 柱头球 状、具舌状体、柱头孔位于柱头腹面等特征都为本组所仅有。在孢粉学特性上,我们检查 了河北所有种类的花粉形态,发现只有三色堇的花粉具5孔沟,极轴长度和赤道轴长度都 超过 80µm; 而本属其它种类多为 3 孔沟花粉,少数具 4 孔沟, 极轴长度和赤道轴长度都 不超过 40 µm (图 3)。我们还利用常规压片法,检查了河北部分种类的染色体,结合有关 文献资料得知:美丽堇菜组多数种类 2n = 26,基数 n = 13 亦为本属所少有。总之,无 论在形态上、孢粉学特性上或细胞学特征上,美丽堇菜组都显著不同于其它类群,鉴于这 种情况,有些学者将美丽堇菜组的等级作了变动, Juzepczuk (1949) 就将它作为亚属处 理。我们认为这样的设想是有根据的,如果美丽堇菜组与其它类群的差异确实达到了属 的水平,无疑它应独立成属;即使没有达到属的水平,那么提升为亚属值得考虑,其目的在 于作出一个能充分反映这种差异水平,保证相等秩级内部表相的多样性和相等秩级之间 性状的差异性都近乎相等的分类。

四、分类处理

房山堇菜 新变种

Viola hancockii W. Beck. var. fangshanensis J. W. Wang var. nov.

A typo differt foliis supra ad nervos distincte palle-scentibus.

Beijing (北京): Shangfangshan (上房山), in sylvis, alt. 500m, 1981. 05, Wang Jin-wu (汪劲武) 38 (Typus, PU).

本变种与原变种区别在于叶上表面沿叶脉有明显的白斑带。

2. 河北堇菜 新组合

Viola yezoensis Maxim. var. hopeiensis (J. W. Wang et T. G. Ma) J. W. Wang et J. Yang stat. nov.— V. hopeiensis J. W. Wang et T. G. Ma in Bull. Bot. Res. 8(2): 130. 1988.

河北 (Hebei): 赤城 (Chicheng) 虎龙沟,马天贵 (Ma Tian-gui) 80 (PU)。

3. 蒙古堇菜

Viola mongolica Franch. Pl. David. 1:42, 1884—V. pekinensis (Regel) W. Beck. in Beihefte Bot. Centralbl. Bd. XXXIV. Abt. II. Heft. 2:251, 1916.—Viola

kamtschatica var. pekinensis Regel Pl. Radd. 230. 1861.

河北 (Hebei): 内邱 (Neiqiu) 小底岭,汪劲武 (Wang Jin-wu) 074 (PU)。北京 (Beijing): 金山 (Jinshan),汪劲武等 (Wang Jin-wu et al.) 80422 (PU)。

16.21 1 Kar 2

附录 (Appendix): 聚类分析所用性状指标 (Characters used in cluster analysis)

根的颜色;有无根状茎;有无地上茎;托叶形状;托叶长;托叶宽;托叶长占叶总长的比例;托叶开裂情况;托叶全缘或具齿;托叶边缘具细缘毛或否;托叶与叶柄合生情况;托叶表面被毛情况;托叶颜色;叶柄被毛情况;叶柄具翅或否;叶片开裂情况;叶缘形状;叶尖形状;叶基形状;叶面被毛情况;叶面具白斑带或否;叶宽与叶长之比;叶片最宽部位到叶基的距离与叶全长之比;花的着生方式;花梗与叶的相对长度;小苞片形状;小苞片长度;小苞片全缘或具齿;小苞片边缘具缘毛或否;小苞片着生位置;萼片边缘具细缘毛或否;萼片具膜质边缘或否;萼片附属物长度;附属物长与萼片全长之比;萼片附属物末端形状;萼片附属物末端具齿裂或否;萼片附属物末端具缘毛或否;花冠为白色或否;花冠为黄色或否;花冠为紫色或否;花冠为杂色或否;下瓣距长与下瓣全长之比;距的末端形状;侧瓣喉部具须毛或否;花柱柱头二裂或否;柱头成球状或否;花柱顶端有无明显平面;柱头具喙或否;柱头孔的位置;柱头孔下有无舌状体;柱头基部具须毛或否;柱头连喙呈钩状或否;果梗弯曲或否;果实形状;果实被毛情况;花粉萌发孔数目;花粉极轴长度;花粉赤道轴长度;产生闭锁花或否。

参考文献

- [1] 史尼斯, P. 和索卡尔, R. (1973) 赵铁桥泽, 1984: 数值分类学,科学出版社。
- [2] 陈守良、徐克学, 1983: 中国散生竹类的数量分类和确定分类等级的探讨; 植物分类学报, 21(2): 113—119。
- [3] 陈世骧,1987:进化论与分类学,第二版,科学出版社。
- [4] 汪劲武、杨继,1988:河北暨北京地区堇菜属的初步研究,植物研究,8(2):123-132。
- [5] 杨继、汪劲武, 1988; 班叶堇菜种宗性状变异式样的定量分析,植物研究, 8(2); 133-137。
- [6] Beattie, A. J., 1971: Pollination mechanism in Viola. New Phytol. 70: 343-360.
- [7] _____, 1974: Floral evolution in Viola. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 781-793.
- [8] Clausen, J., 1927: Chromosome numbers and the relationship of species in the genus Viola. Ann. Bor. 41: 678-714.
- [9] Kay, Q. O. N., 1984: Variation, polymorphism and geneflow within species. In "Current concepts in plant taxonomy" ed. by V. H. Heywood & D. M. Moore. Academic Press, London & Orlando.
- [10] Sorsa, M., 1968: Cytological and evolutionary studies on Palustres violets. Madrono, 19(5): 165-179.

A FURTHER STUDY OF THE GENUS VIOLA IN HEBEI PROVINCE

YANG JI. WANG JIN-WU
(Department of Biology, Peking University)

Abstract In this study, 23 OTU's including all the species of Viala in Hebei Province were used in numerical taxonomic treatment. According to the principle of clustering line method, a few lines which divide sections, subsections and species were respectively decided. The result of numerical research roughly coincides with the scheme of 3 sections and 4 subsections proposed by Gingins et al.. Based on the value of distance coefficient, morphological characters and geographical distribution, the species V. pekinensis is reduced as a synonym of V. mongolica. The writer compared section Melanium with other sections with characters of morphology, palynology, cytology, phytogeography as well as pollination ecology and suggested a revision of systematic position of section Melanium.

Key words Hebei province; Viola; Taxonomy